DOI:10.11931/guihaia.gxzw201812047

番荔枝科（Annonaceae）传粉室类型及其演化意义

成梅[1, 2, 3]，徐凤霞[1, 3*]

（1. 中国科学院华南植物园，资源保护与可持续利用重点实验室，广州 510650；2. 中国科学院大学，北京 100049；3. 广东省数字植物园重点实验室，广州 510650）

摘要：花部结构与传粉者协同进化是有花植物成功演化的关键原因，在番荔枝科的植物中传粉室是一个非常明显的花部结构。由于该科花瓣的大小、轮数及每轮花瓣数、花瓣间的连合方式等高度多样，导致其传粉室形态也高度多样。番荔枝科 107 属植物中 68 属报道了详细的花部结构。该文根据开花期传粉室的闭合情况将这 68 属的传粉室分为开放型、半闭合型和闭合型 3 类。其中 24 属具开放型传粉室；38 属具半闭合型传粉室；26 属具闭合型传粉室。约 17 属具 2 种或 3 种传粉室类型。不同传粉室类型的植物与传粉者之间具有一定的对应关系，蜂类和蝇类主要为开放型传粉室或传粉室空间较大的半闭合型和闭合型传粉室植物传粉；蓟马主要为半闭合型与闭合型传粉室植物传粉。古热带和新热带是番荔枝科植物的分布中心。分布于古热带的植物种数最多，但传粉室类型和传粉者较单一；分布于新热带的植物种数相对较少，但传粉室类型与传粉者都高度多样。已有研究表明非洲是番荔枝科植物的起源地，开放型传粉室的植物主要分布于热带非洲，普遍存在于各族早期分化的属中，并且均由小甲虫进行传粉，是该科较原始的传粉室类型。半闭合型分布于热带非洲、热带亚洲及热带美洲，闭合型传粉室主要分布于热带亚洲，这两类传粉室植物的传粉者也较多样，是番荔枝科植物中较进化的传粉室类型。

关键词：番荔枝科，传粉室，类型，传粉，演化

中图分类号：　　　　文献标识码：A

Classification of pollination chamber and evolution significance of Annonaceae

CHENG Mei[1, 2, 3], XU Fengxia[1, 3*]

(1. *Key Laboratory of Plant Resources Conservation Utilization*, *South China Botanical Garden*, *Chinese Academy of Sciences*, Guangzhou 510650, China; 2. *University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 3. *Guangdong Provincial Key Laboratory of Digital Botanical Garden*, Guangzhou 510650, China)

Abstract: Floral structure co-evolution with pollinators is a key factor of the success of evolution in flowering plants. In Annonaceae, pollination chamber is a characteristic feature of floral

---

基金项目：国家自然科学基金（31270227）；广东省科技发展计划（2017A030303062）；广州市科技计划（20180410100）[Supported by the National Natural Science Foundation of China (31270227); Science and Technology Program of Guangdong Province (2017A030303062); Science and Technology Program of Guangzhou City (20180410100)]。

作者简介：成梅（1995 - ），女，云南昭通人，硕士研究生，主要从事植物结构与发育研究，（E-mail）chengmei@scbg.ac.cn。

***通讯作者**：徐凤霞，博士，研究员，主要从事植物结构与发育研究，（E-mail）xfx@scbg.ac.cn。

structure. As diversity of the flower size, perianth whorls, the number of petals per whorl and the connecting pattern between petals, leading to annonaceous morphology of pollination chamber hightly diversity. The floral structure of 68 of total 107 genera in Annonaceae was reported to date. According to the closed degree of the pollination chamber during anthesis, pollination chambers of the 68 genera were classified into three types: open type, partially closed type and tightly closed type. It suggests that 24 genera existing the open type pollination chamber; 38 genera existing the partially closed type and 26 genera existing the tightly closed type. Approximately 17 genera contain 2 or 3 types of pollination chamber. Different pollination chamber types have a correspondent relationship to different pollinators. The bees and flies mainly pollinate species with open pollination chamber, as well as pollinate species that partially closed and tightly closed chamber with larger space of chamber. The thrips mainly pollinate partially closed and tightly closed species. Old-tropics and Neotropics are the distribution center of Annonaceae. The species distributed in Old-tropics are very abundant but the types of chambers and pollinators are very unitary. The species distributed in Neotropics are fewer, but the types of chambers and pollinators are very diversity. Previous studies have suggested that Africa is the origin center of Annonaceae. Open pollination chamber mainly distributed in African tropics, and commonly existed in the genera of earlier differentiate, which pollinated by small beetles. It was considered that open pollination chamber is the ancestral trait in Annonaceae. Partially closed type distributed in African tropics, Asian tropics and American tropics, and tightly closed type mainly distributed in Asian tropics. Pollinators of both are diversity. So, the chambers of partially closed and tightly closed are more derived in Annonaceae.

Key words: Annonaceae, pollination chamber, type, pollination, evolution

1、番荔枝科概况

番荔枝科（Annonaceae）是基部被子植物木兰目（Magnoliales）中较进化且物种数最多的科。根据 Guo, et al. (2017) 的系统发育分为 4 亚科，107 属，2400 多种。4 个亚科分别为：蒙蒿子亚科(Anaxagoreoideae)、Ambavioideae、番荔枝亚科(Annonoideae)和 Malmeoideae。番荔枝科泛热带分布，是热带植物区系主要科之一(Kessler, 1993)。

番荔枝科植物为典型的两性花，雌雄异熟且雌性先熟；萼片与花瓣分化明显；花被片多 2 轮，少数 1 轮，每轮 3，内轮与外轮分化明显。该科植物的传粉室（Pollination Chamber）使其花部结构显著区别于其他科植物。传粉室是 Gottsberger (1970) 首次针对番荔枝科植物提出的，即在开花期花瓣向花中心收缩或靠合形成的一个空间结构。现存的被子植物中，肉豆蔻科（Myristicaceae）(Armstrong & Drummond, 1986)、龙脑香科（Dipterocarpaceae）(Momose, et al., 1998) 和天南星科（Araceae）(Young, 1986) 等均有类似传粉室的结构(Roubik, et al., 2005)。与其他科植物相对保守的形态结构相比，番荔枝科传粉室形态高度多样(Saunders, 2010)。

2、传粉室分类研究现状与意义

花瓣的大小、轮数及每轮花瓣数、花瓣间的连合方式、花部运动等都决定传粉室的形态建成(Li, et al., 2016)，而这些性状在番荔枝科植物中高度多样，这是该科植物传粉室形态多样化的主要原因。传粉室多样性反映了番荔枝科花部形态多样性，而对复杂多样的形态结构进行归类是研究番荔枝科传粉室演化的重要前提。关于番荔枝科传粉室分类的研究非常少，

目前仅有的报道是 Saunders (2010) 根据形成传粉室的花瓣的形状、结合位置和结合方式的差异，将番荔枝科的传粉室分为 0-VII 种类型，0 型开花期花瓣完全伸展不形成传粉室；I 型由几乎直立的花瓣形成，花瓣边缘轻微接触；II 型花瓣基部在生殖器官周围收缩形成；III 型由顶端聚合的内轮花瓣组成；IV 型由边缘聚合的船形内轮花瓣形成；V 型由顶端开口的碗状花冠形成；VI 型由顶端覆瓦状的内轮花瓣形成，在内轮花瓣基部有小开口，外轮花瓣有时向外伸展；VII 型是由基部融合的花瓣或离生花瓣形成的花冠筒组成。此外，邵云云 (2017) 研究了番荔枝科 10 属 12 种植物的花部结构特征及其传粉生物学，认为番荔枝科传粉室与传粉者存在协同进化的关系。

Saunders 对番荔枝科植物传粉室的分类细致全面，但由于番荔枝科的花部结构本就复杂多样，按照花瓣的形状和连合方式归类的各类型传粉室之间界限不明显，不同类型间形态特征明显重叠，并且 8 种类型散布于番荔枝科各属中。导致在进行番荔枝科花部结构的形态描述或传粉室演化的研究中不便引用。因此对番荔枝科传粉室重新分类以建立界限明显且更具概括性和更易理解的传粉室类型很有必要。

据现有研究结果统计，番荔枝科 107 属植物中，68 属具详细的花部形态描述（表 1, 2, 3），本文通过分析这 68 属植物的传粉室形态将其分为开放型、半闭合型和闭合型 3 类。揭示其传粉室与其传粉者和地理分布之间的联系，探讨番荔枝科传粉室的演化规律。为研究番荔枝科植物的花部结构多样性和演化提供新的数据。也可为番荔枝科的分类学、系统演化及传粉生物学提供一定的参考。

开放型、半闭合型、闭合型传粉室的具体分类依据如下：

（1）开放型传粉室：花瓣离生，开花期花瓣裂片向外伸展不形成空间结构，生殖器官完全暴露，没有传粉室形成。即 Saunders 的 0 型传粉室。

已报道的 68 属中，24 属具开放型传粉室（表 1）。此类型的植物花相对较大，花色较鲜艳，呈红色、紫色、紫褐色或棕色。花期香味不明显或释放类似蘑菇、麝香、腐烂物或粪便的气味，花部无明显产热现象(Gottsberger, et al., 2003, Gottsberger, 2012)。如大花紫玉盘（*Uvaria grandiflora* Roxb.）（图版 1：A）、紫玉盘（*U. macrophylla* Roxb.）（图版 1：B）。

表 1 番荔枝科开放型传粉室类群

Table 1 Open pollination chamber groups in Annonaceae

亚科 Subfamily	族名 Tribe name	属名 Genes name	传粉昆虫 Pollinator	地理分布 Distrubition	参考文献 References
Anaxagoreoideae		*Anaxagorea*	S	热带亚洲、美洲中、南部 Asian tropics, central, northern America	Van Heusden, 1992, Saunders, 2010
Ambavioideae		*Lettowianthus*	—	坦桑尼亚 Tanzania	Van Heusden, 1992, Saunders, 2010
Ambavioideae		*Mezzettia*	S	马来西亚，苏门答腊、婆罗洲 Malaysia, Sumatra, Borneo	Saunders, 2012
Ambavioideae		*Tetrameranthus*	S, B	巴西、哥伦比亚、秘鲁 Brazil, Colombia, Peru	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Bocageeae	*Mkilua*	—	非洲东部 Eastern Africa	Saunders, 2012
Annonoideae	Bocageeae	*Porcelia*	M	美洲、巴拿马 America, Panama	Gottsberger, 1999
Annonoideae	Guatterieae	*Guatteria*	S	新热带 Neotropics	Saunders, 2012, Van Heusden, 1992
Annonoideae	Duguetieae	*Duguetia*	S, M, T	南美、非洲中西部 Northern American, central, eastern Africa	Saunders, 2010, 2012, Gottsberger, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Annona*	S, M, F	巴西、秘鲁 Brazil, Peru	Gottsberger, 2012, Saunders, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Anonidium*	S	非洲 Africa	Saunders, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Asimina*	S, M, B, F	美洲、加拿大 America, Canada	Gottsberger, 2012, Saunders, 2012, Van Heusden, 1992

亚科 Subfamily	族名 Tribe name	属名 Genes name	传粉昆虫 Pollinator	地理分布 Distrubition	参考文献 References
Annonoideae	Monodorea	*Asteranthe*	—	非洲东部 Eastern Africa	Saunders, 2010
Annonoideae	Monodorea	*Mischogyne*	S	非洲 Africa	Saunders, 2010
Annonoideae	Monodorea	*Monocyclanthus*	S	非洲西部 western Africa	Saunders, 2012
Malmeoideae	Miliuseae	*Polyalthia*	S	热带亚洲、几内亚、澳大利亚 Asian tropics, Guinea, Australia	Van Heusden, 1992, Saunders, 2010
Annonoideae	Monodorea e	*Uvariopsis*	S, F	非洲 Africa	Saunders, 2012, Gottsberger, 2012, 2014
Annonoideae	Uvarieae	*Dielsiothamnus*	S	非洲东部 Eastern Africa	Saunders, 2012
Annonoideae	Uvarieae	*Monanthotaxis*	—	热带非洲、马达加斯加 African tropics, Madagascar	Saunders, 2012
Annonoideae	Uvarieae	*Toussaintia*	—	非洲中部 Central Africa	Saunders, 2012
Annonoideae	Uvarieae	*Uvaria*	S, B, C, F	马来西亚、澳大利亚 Malaysia, Australia	Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Piptostigma	*Sirdavidia*	—	非洲 Africa	Guo, et al., 2017
Malmeoideae	Malmeeae	*Unonopsis*	S, B	巴西中部 Central Brazil	Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Miliuseae	*Huberantha*	—	新几内亚、马来西亚 New Guinea, Malaysia	Guo, et al., 2017, Turner & Utteridge, 2017
Malmeoideae	Miliuseae	*Trivalvaria*	—	热带亚洲 Asian tropics	Van Heusden, 1997

注：**S**. 小甲虫; **M**. 大甲虫; **C**. 蟑螂; **T**. 蓟马; **F**. 蝇类; **B**. 蜂类; "—"表示传粉者未知。引用 Guo, et al., 2017 的发育系统。下同。

Note: **S**. Small beetle; **M**. Big beetle; **C**. Cockroach; **T**. Thrip; **F**. Fly; **B**. Bee; "—" means missing data. Phylogeny adapted from Guo, et al., 2017. The same below.

（2）半闭合型传粉室：花瓣基部收缩或顶端裂片向花中心靠合形成部分开放的空间结构。多数植物在花瓣基部形成一小孔为传粉孔，因传粉室未紧密闭合，即使在传粉孔被花瓣遮挡阶段，传粉者仍可自由进出传粉室。即 Saunders 的 I、II、IV、V、VI、VII 型及 III 型的金钩花属（*Pseuduvaria*）。

已报道的 68 属中，38 属具半闭合型传粉室（表 2）。花瓣 1 轮或 2 轮 (Saunders, 2010)，肉质增厚，多为白色、黄色、绿色或红色。花期释放浓烈的类似果实或带刺激性的气味，多伴随产热现象(Gottsberger, et al., 2003, Gottsberger, 2012, Saunders, 2012)。如爪哇木（*Anaxagorea javanica* Blume）（图版 1：C）、丝柄假鹰爪（*Desmos filipes (Ridl.) Ridl.*）（图版 1：D）、野独活（*Miliusa chunii* W.T. Wang）（图版 1：E）、海南暗罗（*Polyalthia lauii* Merr.）（图版 1：F）、金钩花（*Pseuduvaria trimera* W. G. Craib）（图版 1：G）。

表 2 番荔枝科半闭合型传粉室类群

Table 2 Partially closed pollination chamber groups in Annonaceae

亚科 Subfamily	族名 Tribe name	属名 Genus name	传粉昆虫 Pollinator	地理分布 Distribution	参考文献 Reference
Anaxagoreoideae		*Anaxagorea*	S	热带亚洲、美洲中部，南部 Asian tropics, central, northern of America	Van Heusden, 1992, Saunders, 2010
Ambavioideae		*Cananga*	S	亚洲 Asian	Saunders, 2012
Ambavioideae		*Drepananthus*	S	马来西亚、秘鲁 Malaysia, Peru	Saunders, 2012
Ambavioideae		*Meiocarpidium*	—	非洲中部 Central Africa	Van Heusden, 1992, Deroin & Bidault, 2017
Annonoideae	Bocageeae	*Cymbopetalum*	S, M	墨西哥、非洲、美洲中南部 Mexico, Africa, central, northern America	Schatz, 1985, Gottsberger, 1999, 2012

亚科 Subfamily	族名 Tribe name	属名 Genus name	传粉昆虫 Pollinator	地理分布 Distribution	参考文献 Reference
Annonoideae	Bocageeae	*Hornschuchia*	—	巴西 Brazil	Johnson & Murray, 1995
Annonoideae	Guatterieae	*Guatteria*	S	新热带 Neotropics	Saunders, 2012, Van Heusden, 1992
Annonoideae	Xylopieae	*Artabotrys*	S	热带非洲、热带亚洲 Africa tropics, Asian tropics,	Guo, et al., 2018
Annonoideae	Xylopieae	*Tetrameranthus*	S, T	巴西，哥伦比亚和秘鲁 Brazil, Colombia, Peru	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Xylopieae	*Xylopia*	S, T	亚马逊、塞拉多 Amazon, Celador	Webber & Gottsberger, 1995, Gottsberger, 2012
Annonoideae	Duguetieae	*Duguetia*	S, T, M	南美洲、非洲中西 Northern American, central, western Africa	Saunders, 2010, 2012, Gottsberger, 2012
Annonoideae	Duguetieae	*Fusaea*	M	新热带 Neotropics	Van Heusden, 1992, Gottsberger & Webber, 2018
Annonoideae	Duguetieae	*Letestudoxa*	S	非洲 Africa	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Duguetieae	*Pseudartabotrys*	S	非洲 Africa	Van Heusden, 1992, Guo, et al., 2018
Annonoideae	Annoneae	*Annona*	S, M, F	巴西、秘鲁 Brazil, Peru	Gottsberger, 1989, 2012, Saunders, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Anonidium*	S	非洲 Africa	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Disepalum*	—	热带亚洲 Asian tropics	Li, et al., 2016
Annonoideae	Monodoreae	*Hexalobus*	—	热带非洲 Africa tropics	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Monodoreae	*Isolona*	S	热带非洲、马达加斯加 Africa tropics, Madagascar	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Monodoreae	*Uvariodendron*	S, M	非洲中东部 Central, eastern of Africa	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Monodoreae	*Sanrafaelia*	—	非洲中部 Central of Africa	Verdcourt, 2001
Annonoideae	Uvarieae	*Desmos*	S	亚洲、澳大利亚 Asian, Australia	Saunders, 2012, Guo, et al., 2018
Annonoideae	Uvarieae	*Fissistigma*	S	非洲、亚洲 Africa, Asian	Saunders, 2012
Annonoideae	Uvarieae	*Friesodielsia*	S	热带亚洲、热带非洲 Asian tropics, Africa tropics	Saunders, 2012, Guo, et al., 2018
Annonoideae	Uvarieae	*Melodorum*	—	亚洲西南部、澳大利亚 West, north of Asian, Australia	Gottsberger, et al., 2003, 阳桂芳, et al., 2013
Annonoideae	Uvarieae	*Monanthotaxis*	—	热带非洲、马达加斯加 Africa tropics, Madagascar	Van Heusden, 1992, Saunders, 2012
Annonoideae	Uvarieae	*Uvaria*	S	马来西亚、澳大利亚 Malaysia, Australia	Nagamitsu & Inoue, 1997, Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Piptostigmateae	*Annickia*	—	热带非洲 Africa tropics	Van Heusden, 1992
Malmeoideae	Piptostigmateae	*Piptostigma*	S	刚果、几内亚 Congo, Guinea	Gottsberger, 2012, Ghogue, et al., 2017
Malmeoideae	Piptostigmateae	*Brieya*	—	刚果 Congo	Ghogue, et al., 2017
Malmeoideae	Malmeeae	*Unonopsis*	S, B	巴西中部 Central Brazil	Gottsberger, 2012, Gottsberger, et al., 2018
Malmeoideae	Malmeeae	*Sapranthus*	S, F, B	墨西哥、美洲中北部 Mexico, central, northern of America	Van Heusden, 1992
Malmeoideae	Miliuseae	*Alphonsea*	S, B	热带亚洲 Asian tropics	Van Heusden, 1992, Xue, et al., 2017
Malmeoideae	Miliuseae	*Marsypopetalum*	—	热带亚洲 Asian tropics	Van Heusden, 1992, Xue, et al., 2011
Malmeoideae	Miliuseae	*Meiogyne*	S	马来西亚 Malaysia	Van Heusden, 1992, Saunders, 2010
Malmeoideae	Miliuseae	*Miliusa*	—	热带亚洲、新几内亚 Asian tropics, New Guinea	Van Heusden, 1992, Saunders, 2010
Malmeoideae	Miliuseae	*Polyalthia*	S	热带亚洲、新几内亚 Asian tropics, New Guinea	Van Heusden, 1992, Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Miliuseae	*Pseuduvaria*	F	亚洲、澳大利亚 Asian, Australia	Gottsberger, 2012, Pang, et al., 2013

（3）闭合型传粉室：开花期花瓣向花中心紧密聚合或花瓣基部极度收缩形成封闭空间，在花期某个阶段传粉孔被外轮花瓣堵住使室外与室内完全隔绝，此阶段任何昆虫都不能进出

传粉室。即 Saunders 的 III 型传粉室和 II 型传粉室中的鹰爪花属（*Artabotrys*）（图版 1：H）和暗罗属（*Polyalthia*）的某些物种（如沙煲暗罗（*P. obliqua* Hook. f. & Thomson））(邵云云, 2017)。

已报道的 68 属中，26 属具闭合型传粉室（表 3）。此类型植物内外轮花瓣分化明显（如银钩花属、哥纳香属、番荔枝属）（图版 1：I，J，L），或仅有一轮花瓣（皂帽花属（*Dasymaschalon*））（图版 1：K），花瓣肉质增厚，白色、黄色、奶油色、绿色或棕色，花期伴随明显的产热现象(Gottsberger, 2012, Saunders, 2012)。

表 3 番荔枝科闭合型传粉室类群

Table 3 Tightly closed pollination chamber groups in Annonaceae

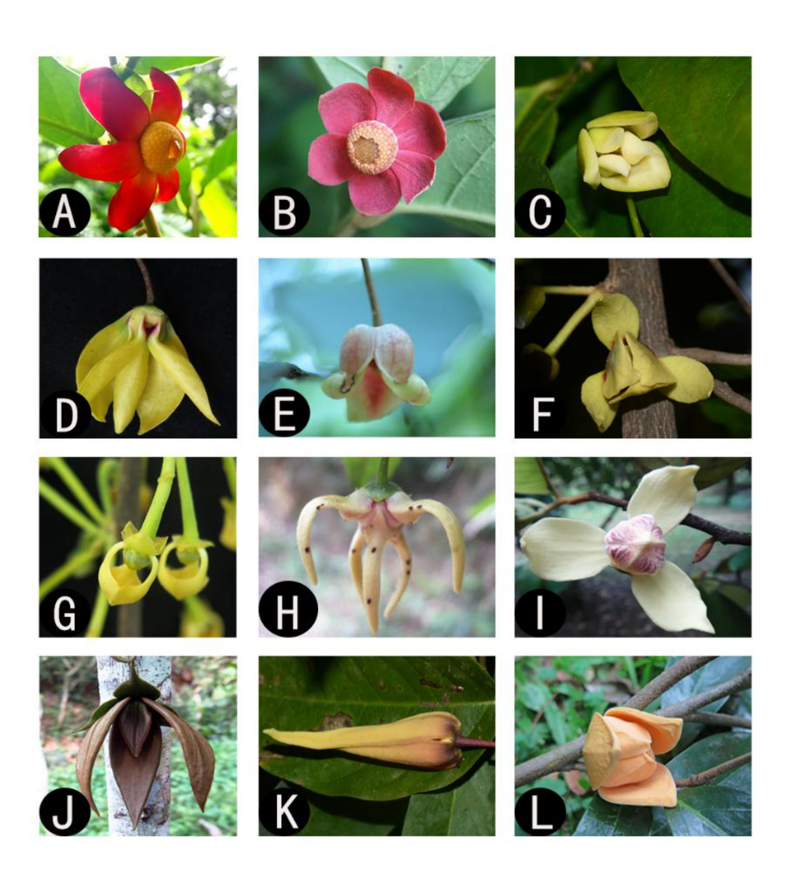
亚科 Subfamily	族名 Tribe name	属名 Genus name	传粉昆虫 Pollinator	地理分布 Distribution	参考文献 Reference
Anaxagoreoideae		*Anaxagorea*	S	热带亚洲、美洲中部 Asian tropics, central, America	Van Heusden, 1992, Gottsberger, 2016
Ambavioideae		*Ambavia*	S	马达加斯加 Madagascar	Saunders, 2010
Ambavioideae		*Cyathocalyx*	S	热带亚洲 Asian tropics	Wang & Saunders, 2006, Saunders, 2010
Ambavioideae		*Cleistopholis*	S	非洲中西部 Central, western Africa	Saunders, 2012
Annonoideae	Bocageeae	*Cymbopetalum*	S, M	墨西哥、美洲中南部 Mexico, central, northern America	Schatz, 1985, Gottsberger, 1999, 2012
Annonoideae	Bocageeae	*Froesiodendron*	—	美洲热带 America tropics	Johnson & Murray, 1995
Annonoideae	Bocageeae	*Porcelia*	M	美洲、巴拿马 America, Panama	Gottsberger, 1999
Annonoideae	Bocageeae	*Trigynaea*	T	美洲热带 America tropics	Gottsberger, 1999
Annonoideae	Xylopieae	*Artabotrys*	S	热带非洲、热带亚洲 Africa tropics, Asian tropics	Guo, et al., 2018
Annonoideae	Annoneae	*Annona*	S, M, F	巴西、秘鲁 Brazil, Peru	Gottsberger, 1989, Saunders, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Goniothalamus*	S, F	澳大利亚、亚洲 Australia, Asian	Gottsberger, 2012, Van Heusden, 1992
Annonoideae	Guatterieae	*Guatteria*	S	新热带 Neotropics	Saunders, 2012, Van Heusden, 1992
Annonoideae	Annoneae	*Neostenanthera*	—	非洲中西部 Central, western Africa	Saunders, 2012
Annonoideae	Annoneae	*Disepalum*	—	热带亚洲 Asian tropics	Li, et al., 2016
Annonoideae	Monodoreae	*Monodora*	F	热带非洲 Africa tropics	Saunders, 2012
Annonoideae	Uvarieae	*Dasymaschalon*	S	热带亚洲 Asian tropics	Saunders, 2010, 2012, Guo, et al., 2018
Annonoideae	Uvarieae	*Friesodielsia*	S	热带亚洲、热带非洲 Asian tropics, Africa tropics	Saunders, 2012, Guo, et al., 2018
Annonoideae	Uvarieae	*Mitrella*	S	亚洲、新几内亚 Asian, New Guinea	Saunders, 2010
Malmeoideae	Malmeeae	*Bocageopsis*	T	亚马逊 Amazon	Gottsberger, et al., 2003
Malmeoideae	Malmeeae	*Oxandra*	S, T	亚马逊、巴西 Amazon, Brazil	Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Miliuseae	*Mitrephora*	S	热带亚洲 Asian tropics	张勇梅, 2014
Malmeoideae	Miliuseae	*Orophea*	T	热带亚洲 Asian tropics	Van Heusden, 1992
Malmeoideae	Miliuseae	*Pseuduvaria*	F	亚洲、澳大利亚 Asian, Australia	Pang, et al., 2013, Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Miliuseae	*Popowia*	T	热带亚洲、新几内亚 Asian, New Guinea	Gottsberger, et al., 2003
Malmeoideae	Miliuseae	*Polyalthia*	S	热带亚洲、新几内亚 Asian tropics, New Guinea	Van Heusden, 1992, Gottsberger, 2012
Malmeoideae	Miliuseae	*Trivalvaria*	—	热带亚洲 Asian tropics	Van Heusden, 1997

3、传粉室功能

传粉室对吸引传粉者提高植物传粉效率具有非常重要的作用，已证实的传粉室功能如下：（1）吸引传粉者并将其留在传粉室内。番荔枝科植物的花瓣在开花期产生气味并通过产热作用促进气味散发帮助传粉者定位花朵位置。此外部分甲虫蓟马等昆虫怕光，传粉室阴暗，可为其提供温暖安全的避难所。传粉者在此聚集、交配与产卵且可取食肉质花瓣、花粉、柱头粘液和花蜜(Gottsberger, 1999, 2012)。因此传粉室可让传粉者在花室内停留数小时至数天，直至花药开裂传粉者才带着满身花粉离开(Gottsberger, 1989)。（2）选择有效传粉者。由于特定的花部形态和食物报酬，只有像甲虫和蓟马这样体型较小的昆虫才能通过尺寸较小的传粉孔进入花内，通过这样的机制可选择性筛选访花者，阻止"无效"传粉者进入花内。保证传粉效率的同时避免植物资源浪费和生殖器官损伤(Gottsberger, 1999)。（3）通过花粉贴现和传粉者陷阱等机制提高传粉效率。花粉贴现即雄花期释放的花粉除了传粉者带走一小部分外，大部分掉落在传粉室内，当有新的传粉者进入时又可以带走一部分，大大增加传粉量且避免花粉资源的浪费(Saunders, 2010, Gottsberger, 2012)。传粉者陷阱是指通过传粉室闭合将传粉昆虫留在花内直到传粉完成才释放其离开的花或花序构成的结构(Lau, et al., 2017)。在番荔枝科某些植物中，原本闭合的传粉室会在前雌花期外轮花瓣打开，露出传粉孔便于传粉昆虫进入，之后花瓣再次闭合挡住传粉孔，使传粉者被完全困在传粉室内，直到雄蕊开裂花药释放且花瓣从花梗上脱落后传粉者才携带满身花粉离开(Gottsberger & Webber, 2018)。（4）自身机械保护，肉质增厚的花瓣或多或少地覆盖生殖器官，不仅保护了花器官免遭其他昆虫的啃食同时也保护了雌雄蕊的完整(邵云云, 2017)。

图版 I 番荔枝科不同类型的传粉室形态

Plate I Pollination chamber's morphology of different types in Annonaceae



注：**A**，**B**. 开放型传粉室。**A**. 大花紫玉盘；**B**. 紫玉盘； **C–G** 半闭合型传粉室。**C**. 爪哇木；**D**. 丝柄假鹰爪，去掉一个外轮花瓣；**E**. 野独活；**F**. 海南暗罗；**G**. 金钩花；**H–L** 闭合型传粉室。**H**. 毛叶鹰爪；**I**. 银

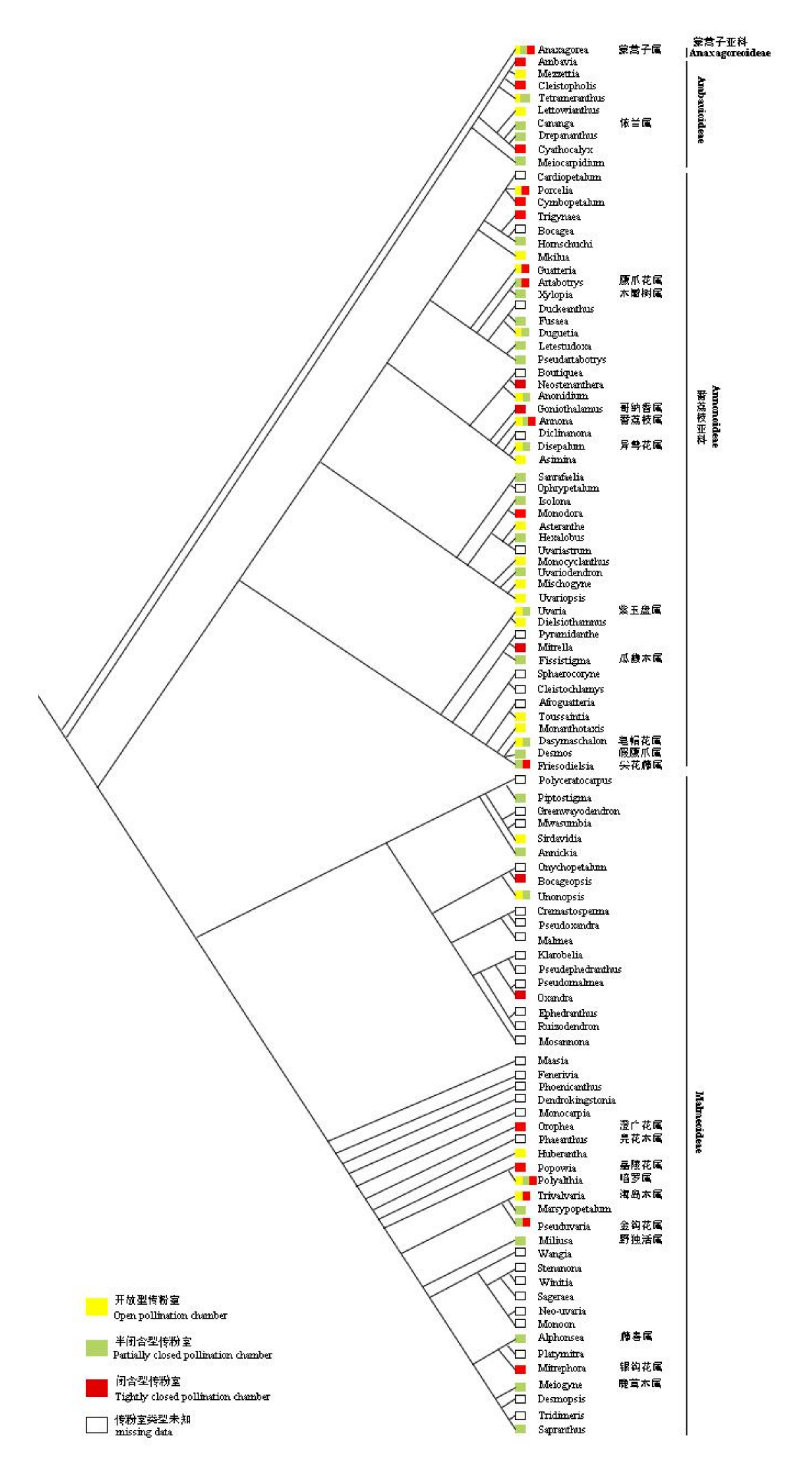
钩花；**J**. 景洪哥纳香；**K**. 喙果皂帽花；**L**. 山刺番荔枝。

Note: Floral diversity in Annonaceae: the pollination chamber's morphology of different types. **A**, **B**. Open type pollination chamber. **A**. *Uvaria grandiflora* Roxb. ; **B**. *U. macrophylla* Roxb. ; **C─G**. Partially closed type pollination chamber. **C**. *Anaxagorea javanica* Blume; **D**. *Desmos filipes* (Ridl.) Ridl. One of the inner petals were removed; **E**. *Miliusa chunii* W. T. Wang; **F**. *Polyalthia lauii* Merr. ; **G**. *Pseuduvaria trimera* W. G. Craib; **H─L**. Tightly closed type pollination chamber. **H**. *Artabotrys pilosus* Merr. & Chun; **I**. *Mitrephora thorelii* Pierre; **J**. *Goniothalamus cheliensis* Hu; **K**. *Dasymaschalon rostratum* Merr. & Chun; **L**. *Annona montana* Macfad.

4、番荔枝科传粉室与传粉者和地理分布的关系

4.1、传粉室类型与植物的系统演化

已报道的 68 属植物中，24 属具开放型传粉室（表 1）；38 属具半闭合型传粉室（表 2）；26 属具闭合型传粉室（表 3）。其中 17 属具 2 种或 3 种传粉室类型。根据 Guo, et al. (2017) 的系统发育研究，番荔枝科共 4 亚科 15 族，最原始的蒙蒿子亚科 3 类传粉室均有；在 Subfam. Ambavioideae 中，3 种类型传粉室在各属中独立演化，其中较早分化的 *Tetrameranthus* 和 *Lettowianthus* 均为开放型传粉室(Van Heusden, 1992, Saunders, 2010, 2012)，其它 7 属中 3 类传粉室散乱分布。在 Subfam. Annonoideae 的 7 族中，Tribe Bocageeae 的 *Mkilua* 最早分化，具开放型传粉室；与其亲缘关系最近的 Tribe Guatterieae 也具开放型传粉室。在进一步分化的族（Annoneae，Monodoreae，Uvarieae）中，各族最早分化的属内均具开放型传粉室（图 1）。较晚分化出的 Subfam. Malmeoideae 包含 8 族 48 属，但该亚科系统发育支持率较低，花部形态数据缺乏。研究较为集中的 Tribe Miliuseae，3 类传粉室均存在，但开放型传粉室较少，主要以半闭合型和闭合型传粉室为主(Van Heusden, 1992, 1997, Saunders, 2010, Gottsberger, 2012)（图 1）。可见，将番荔枝科的传粉室归类为开放型、半闭合型与闭合型 3 类，其演化规律与该科系统演化相关。而按照 Saunders 将番荔枝科传粉室分为 8 类的方法，也揭示了开放型传粉室（即 Type 0）均在早期分化的分支中存在，但 8 种传粉室类型太过繁杂且仅从形态学水平上无法直观地揭示其它 7 类（Type I-VII）的演化规律及其与系统演化的相关性。



注：根据 Li & Gilbert, 2013 该科在中国分布有 24 属，图中标出了 22 属的中文名。剩余的林冠木属和娄林果属分别被并入紫玉盘属和番荔枝属中。分类系统引用 Guo, et al., 2017。

Note：Acorrding to Flora of China, the family distributed 24 genera in China. There noted Chinese names of 22 genera. Besides, *Cyathostemma* and *Rollinia* were correspondingly transferred to *Uvaria* and *Annona*. Phylogeny adapted from Guo, et al., 2017.

图 1　番荔枝科各属的传粉室类型

Fig.1　Different types of pollination chamber in Annonaceae

4.2、传粉室类型与植物的地理分布

具开放型传粉室的 24 属，其中 16 属主要分布于非洲、新几内亚、马达加斯加和马来西亚，根据 Takhtajan (1986) 世界植物区系划分均属于古热带植物区系。其余 8 属分布于新热带（巴西、秘鲁、哥伦比亚、美洲中部和南部）和澳大利亚植物区系（表 1）。

具半闭合型传粉室的 38 属中，23 属主要分布于古热带（非洲、热带亚洲、刚果、几内亚、马达加斯加），其余 15 属分布于新热带（美洲中部和南部、墨西哥、马来西亚、巴西、秘鲁、亚马逊）和澳大利亚（表 2）。

具闭合型传粉室的 26 属中，16 属主要分布于古热带（非洲、热带亚洲、新几内亚），8 属主要分布于新热带(墨西哥、美洲中部和南部、巴拿马、巴西、秘鲁、南美热带)。*Pseuduvaria* 和 *Cymbopetalum* 横跨两个区系，前者分布于古热带和澳大利亚，后者分布于古热带和新热带（表 3）。

综上所述，番荔枝科植物传粉室类型与其地理分布相关。具开放型传粉室的植物主要分布于热带非洲（约占具开放型传粉室植物总属数的一半）(表 1)，具闭合型传粉室的植物主要分布于热带亚洲（约占具闭合型植物总属数的一半）(表 3)。而具半闭合型传粉室的属分布较广且物种数最多，在热带非洲、热带亚洲和热带美洲均有分布（表 2)。此外，17 属同时具 2 种或 3 种传粉室类型，蒙蒿子属、番荔枝属、*Guatteria* 和暗罗属三种类型的传粉室均有，且前三个属都主要分布于新热带。

4.3、传粉室类型与传粉者

番荔枝科传粉者多样，小甲虫、大甲虫、蓟马、蝇类、蜂类和蟑螂等皆为有效传粉者。已知传粉者的 42 属植物中，小甲虫为有效传粉者的有 32 属，是该科最主要的传粉者，存在于各类型传粉室中；蜂类和蝇类为有效传粉者的分别有 5 属和 8 属，主要存在于开放型传粉室的植物中；蓟马为有效传粉者的有 8 属，主要存在于半闭合和闭合型传粉室植物中。结果表明，番荔枝科不同传粉室类型的植物与其传粉者具有一定的对应关系。在早期分化的蒙蒿子亚科和 Ambavioideae 植物均只由小甲虫传粉（*Tetrameranthus* 除外），其它传粉者均在较晚分化的番荔枝亚科和 Malmeoideae 中出现，其中大甲虫主要为番荔枝亚科植物传粉，蟑螂仅为紫玉盘属植物传粉。此外，传粉者多样性与植物的地理分布也有联系，分布于古热带的植物在同一属内的只存在一种传粉者，多数由小甲虫传粉，少数由大甲虫（*Piptostigma*、*Uvariodendron*、*Porcelia*、*Fusaea*）或蓟马（*Popowia*、*Trigynaea*、*Bocageopsis*）传粉（表 1, 2, 3）。相反，分布于新热带的植物传粉者较多样，即使同属植物内亦具多种传粉者，如番荔枝属同时具小甲虫、大甲虫和蝇类三种传粉者（表 2）。并且分布于不同地区的同属植物，其传粉者也会出现分化，例如在 *Sapranthus* 植物中，分布于美洲中部的主要由小甲虫和蜂类传粉，而分布于美洲北部和墨西哥的主要由蝇类传粉(Van Heusden, 1992)。

5、结论

根据开花期传粉室形态将番荔枝科传粉室分为 3 类，开放型（24 属）；半闭合型（38 属）和闭合型（26 属）。开放型传粉室植物花瓣相对较大较薄，而半闭合型和闭合型传粉室的植物花瓣尺寸相对较小且多肉质增厚，并伴随明显的产热现象。不同传粉室类型的植物对传粉者具有一定的选择效应，蜂类和蝇类主要为开放型传粉室的植物传粉；蓟马主要为半闭合和闭合型传粉室植物传粉。分布于古热带的植物种数最多，但传粉室类型和传粉者较单一；分布于新热带的植物种数相对较少，但传粉室类型与传粉者都高度多样。3 类传粉室中半闭合型传粉室种数最多，分布最广。具开放型传粉室的植物主要分布于热带非洲，普遍存在于各族早期分化的属中，并且均由小甲虫传粉，是该科较原始的传粉室类型。半闭合型分布于热带非洲、热带亚洲及热带美洲，闭合型传粉室主要分布于热带亚洲，二者传粉者都较多样，是较进化的传粉室类型。

致谢：本文图版中的所有图片皆由中科院华南植物园的邵云云提供，在此表示诚挚的感谢。

参考文献

ARMSTRONG JE, DRUMMOND BA, 1986. Floral biology of *Myristica fragrans* Houtt. (Myristicaceae), the nutmeg of commerce [J]. Biotropica, 18(1): 32-38.

DEROIN T, BIDAULT E, 2017. Floral anatomy of *Pseudartabotrys Pellegrin* (Annonaceae), a monospecific genus endemic to Gabon [J]. Adansonia, 39(2): 111-123.

GHOGUE JP, SONKE B, COUVREUR TLP, 2017. Taxonomic revision of the African genera *Brieya* and *Piptostigma* (Annonaceae) [J]. Plant Ecol Evol, 150(2): 173-216.

GOTTSBERGER G, 2016. The reproductive biology of the early-divergent genus *Anaxagorea* (Annonaceae), and its significance for the evolutionary development of the family [J]. Acta Bot Brasil, 30(2): 313-325.

GOTTSBERGER G, GOTTSBERGER IS, WEBBER AC, et al., 2018. Populations of *Unonopsis guatterioides* (Annonaceae) in Amazonas and Minas Gerais, Brazil, potentially represent different species: Floral scent, flower characters and pollinators revisited [J]. Biochem Syst Ecol, 78(78): 17-20.

GOTTSBERGER G, WEBBER AC, 2018. Nutritious tissue in petals of Annonaceae and its function in pollination by scarab beetles [J]. Acta Bot Brasilica, 32(2): 279-286.

GOTTSBERGER IS, GOTTSBERGER G, WEBBER AC, 2003. Morphological and functional flower characteristics of new and old world Annonaceae with respect to their mode of pollination [J]. Taxon, 52(2): 701-718.

GUO X, TANG CC, THOMAS DC, et al., 2017. A mega-phylogeny of the Annonaceae: taxonomic placement of five enigmatic genera and support for a new tribe, Phoenicantheae [J]. Sci Rep, 7(1): 7323.

GUO X, THOMAS DC, SAUNDERS RMK, 2018. Organ homologies and perianth evolution in the *Dasymaschalon alliance* (Annonaceae): inner petal loss and its functional consequences [J]. Front Plant Sci, 9: 174.

JOHNSON DM, MURRAY NA, 1995. Synopsis of the tribe Bocageeae (Annonaceae), with revisions of *Cardiopetalum*, *Froesiodendron*, *Trigynaea*, *Bocagea*, and *Hornschuchia* [J]. Brittonia, 47(3): 248-319.

KUBITZKI K, 1993. The families and genera of vascular plants[M]// Kessler, PJA. Annonaceae: Flowering plants dicotyledons: Magnoliid, Hamamelid and Caryophyllid families. Berlin: Springer: 63-158.

LAU JYY, Guo X, Pang CC, et al., 2017. Time-dependent trapping of pollinators driven by the alignment of floral phenology with insect circadian rhythms [J]. Front Pl Sci, 8: 11-19.

LI BT, GILBERT MG. 2013. Annonaceae [M] // Flora of China editorial committee, Flora of China: Vol 19. Beijing: Sci & Mo Bot Gard: 672-713.

LI PS, PANG CC, SAUNDERS RMK, 2016. Contrasting pollination ecology of *Disepalum* species (Annonaceae): evolutionary loss of the floral chamber and partial breakdown of protogyny associated with a shift in pollination system [J]. Bot J Linn Soc, 182(3): 708-718.

MMOOSE K, NAGAMITSU T, 1998. Thrips cross-pollination of *Popowia pisocarpa* (Annonaceae) in a lowland dipterocarp forest in Sarawak [J]. Biotropica, 30(3): 444-448.

NAGAMITSU T, INOUE T, 1997. Cockroach pollination and breeding system of *Uvaria elmeri* (Annonaceae) in a lowland mixed-dipterocarp forest in Sarawak [J]. Amer J Bot, 84(2): 208-213.

PANG CC, SCHARASCHKIN T, SU YCF, et al., 2013. Functional monoecy due to delayed anther dehiscence: a novel mechanism in *Pseuduvaria mulgraveana* (Annonaceae) [J]. Plos One, 8(3): e59951.

ROUBIK DW, SAKAI S, KARIM A, 2005. Pollination ecology and the rain forest [M] // ROUBIK DW. Pollination ecology and the rain forest. New York: Springer: 174.

SAUNDERS RMK, 2012. The diversity and evolution of pollination systems in Annonaceae [J]. Bot J Linn Soc, 169(1): 222-224.

SAUNDERS RMK, 2010. Floral evolution in the Annonaceae: hypotheses of homeotic mutations and functional convergence [J]. Biol Rev Camb Phil Soc, 85(3): 571-591.

SCHATZ GE, 1985. A new *Cymbopetalum* (Annonaceae) from Costa Rica and Panama with observations on natural hybridization [J]. Ann Mo Bot Gard, 72(3): 535-538.

SHAO YY, 2017. Structural characters of flowers in selected Annonaceae species and their adaptations to pollination. Beijing: Univ Chin Acad Sci. [邵云云, 2017. 番荔枝科几种植物花部结构特征及其传粉适应. 北京: 中国科学院大学.]

TAKHTAJAN A, 1986. Floristic regions of the world [J]. Science, 236(4797): 100.

THOMAS AL, 1981. Ultrastructural characters of the pollen grains of African Annonaceae and their significance for the phylogeny of primitive Angiosperms [J]. Pollen et Spores, 23: 5-36.

TURNER IM, UTTERIDGE TMA, 2017. Annonaceae in the Western Pacific: geographic patterns and four new species [J]. Eur J Taxon, 339: 1-44.

VAN HEUSDEN ECH, 1992. Flowers of Annonaceae: Morphology, classification and evolution (Blumea Supplement 7) [M]. Leiden: Rijksherbarium: 1-218.

VAN HEUSDEN ECH, 1997. Revision of the southeast Asian genus *Trivalvaria* (Annonaceae) [J]. Nord J Bot, 17(2): 169-180.

VERDCOURT B, 2001. The Fruit of *Sanrafaelia rufonammari* Verdc. (Annonaceae) [J]. Kew Bull, 56(3): 755-757.

WANG RJ, SAUNDERS RMK, 2006. The genus *Cyathocalyx* (Annonaceae) in the Philippines [J]. Syst Bot, 31(2): 285-297.

WALKER JW, 1971. Contributions to the pollen morphology and phylogeny of the Annonaceae. Annonaceae. I. Grana, 11(1): 45-54.

WEBBER AC, GOTTSBERGER G, 1995. Floral biology and pollination of *Bocageopsis multiflora* and *Oxandra euneura* in Central Amazonia, with remarks on the evolution of stamens in Annonaceae [J]. Feddes Repertorium, 106(5-8): 515-524.

XUE B, SHAO YY, SAUNDERS RMK, et al., 2017. *Alphonsea glandulosa* (Annonaceae), a new species from Yunnan, China [J]. Plos One, 12(2): e0170107.

XUE B, SU YCF, MOLS JB, et al., 2011. Further fragmentation of the polyphyletic genus *Polyalthia* (Annonaceae): molecular phylogenetic support for a broader delimitation of *Marsypopetalum* [J]. Syst Biodivers, 9(1): 17-26.

YANG GF, LIU Y, XU FX, 2013. Pollen morphology of *Melodorum fruticosum* Lour. [J]. Plant Sci J, 31(05): 439-444 [阳桂芳，刘永，徐凤霞,2013. 美乐多（*Melodorum fruticosum* Lour.）花粉形态观察[J]. 植物科学学报, 31(05): 439-444.]

YOUNG HJ, 1986. Beetle pollination of *Dieffenbachia longispatha* (Araceae) [J]. Amer J Bot, 73(6): 931-944.

ZHANG YM, 2014. Pollination biology and structure of related floral organs of *Mitrephora tomentosa* (Annonaceae) Beijing: Univ Chin Acad Sci. [张勇梅, 2014. 银钩花（番荔枝科）传粉生物学及相关花部结构特征研究. 北京: 中国科学院大学.]